植 物 分 类 学 报 45 (2): 217–226(2007) doi:10.1360/aps06097
Acta Phytotaxonomica Sinica http://www.plantsystematics.com

山地五月茶的蝇类传粉研究

[1,2]李永泉 [1]张奠湘*
[1](中国科学院华南植物园 广州 510650)
[2](中国科学院研究生院 北京 100049)

Fly pollination of *Antidesma montanum* (Euphorbiaceae) in Hainan, China

[1,2]LI Yong-Quan [1]ZHANG Dian-Xiang*
[1](*South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences*, Guangzhou 510650, China)
[2](*Graduate University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China)

Abstract The floral and pollination biology of *Antidesma montanum* was studied. The floral phenology, pollen-ovule ratio (P/O), pollen histochemistry, pollen viability, floral visitors and their behavior, and the sexual system were observed and determined. The observation is that *Antidesma montanum* is a dioecious species with a sexual ratio of ca. 1:1 during anthesis. Results were obtained as follows: (1) A male/female inflorescence consisted of 140.33±27.79/208.33±33.65 (*n*=6) small (diameter ca. 3.4 mm) light greenish yellow flowers; both male and female inflorescences lasted for ca. 7 days. (2) The longevity of a single flower of *A. montanum* was 2 days; pollen viability (MTT test) remained at a high level (＞95%) after anthesis; the pollen was starchless; uncalibrated pollen/ovule ratio was 3333.33±607.18; a mesh-netted flower produced up to 0.34±0.03 μL nectar with 3.69%±0.30% sugar equivalent. (3) The floral design and floral display were well adapted to fly pollination. (4) The effective pollinators were dipteran insects *Chrysomya megacephala* (Calliphoridae), *Chrysomya* sp., *Drino* sp. (Tachinidae), *Spilogona* sp. (Muscidae), and *Mitroplatia* sp. (Muscidae), which visited both male and female flowers for nectar. The sweet scent emitted during anthesis was a direct attraction to pollinators. No fruit set in bagged flowers indicated that there was no apomixis. No significant difference was found in fruit sets between flowers with open pollination (36.7%) and hand supplemental pollination (39.1%), suggesting that the fruit set was determined by its resource limitation. The correlations between fly pollination and the diclinous sexual systems, and between fly pollination and plants with small greenish yellow flowers were also discussed.

Key words *Antidesma montanum*, dioecy, fly pollination, Diptera, Euphorbiaceae.

摘要 观测了山地五月茶*Antidesma montanum*的开花物候、开花动态、访花者种类和访花行为，并对其繁育系统、花粉组织化学、花粉胚珠比(P/O)、花粉活力进行了检测。结果表明：山地五月茶是雌雄异株植物；其总状花序花期可长达7天；雄花/雌花花序数目为140.33±27.79/208.33±33.65 (*n*=6)，雌雄花的颜色为很淡的黄绿色小型花；雄花单花花期为2天，花药开裂当天有活力，花粉为非淀粉型，花粉胚珠比为3333.33±607.18；单花花蜜量可达0.34±0.03 μL，花蜜含糖量3.69%±0.30%。花的结构和开花式样适合蝇类传粉。芳香的气味是吸引蝇类的直接物质；花蜜是传粉者的报酬。主要的传粉昆虫为双翅目

———————————

2006-06-20 收稿, 2006-08-11 收修改稿。
基金项目：国家自然科学基金(30570314)；广东省自然科学基金(04002308)(Supported by the National Natural Science Foundation of China, Grant No. 30570314, and the Natural Science Foundation of Guangdong Province, Grant No. 04002308)。
* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: dx-zhang@scib.ac.cn)。

Diptera丽蝇科Calliphoridae的*Chrysomya megacephala*、*Chrysomya* sp.、寄蝇科Tachinidae的*Drino* sp.和蝇科Muscidae的*Spilogona* sp.、*Mitroplatia* sp.。套网不授粉的处理不结实，表明山地五月茶不存在无融合生殖，人工辅助授粉的坐果率(39.1%)略高于自然坐果率(36.7%)，二者无显著差异，表明其坐果率主要受自身资源分配限制。还讨论了蝇类传粉与雌雄异株性系统以及蝇类传粉与热带林中小型黄绿色花植物的相关性。
关键词 山地五月茶; 雌雄异株; 蝇类传粉; 双翅目; 大戟科

不同类型的传粉昆虫对于被子植物花、花序的形态和颜色有各自的偏好(Gegear & Laverty, 2001)。植物对于不同传粉昆虫的适应，形成了不同的花性状组合和展示方式。对植物的生殖器官因适应不同传粉昆虫及其不同行为模式而进化出不同的花器官形态性状组合，传粉生物学家有大量的研究，总结了各种传粉综合征(pollination syndrome)(见Faegri & van der Pijl, 1979; Willemstein, 1987; Dafni, 1992; Proctor et al., 1996; Dafni & Kevan, 1997等)。鞘翅目、鳞翅目、双翅目昆虫是被子植物的主要传粉媒介(Kevan & Baker, 1983)，但是由于多种原因，与对蜂类所进行的研究相比，人们对这些类群的传粉者效率、感官特性和引导它们传粉行为的学习能力等却知之甚少(Weiss, 2001)。Bawa (1990)进一步指出，与其他昆虫传粉类型相比，传粉生物学家对蝇类传粉的研究非常少。

大戟科Euphorbiaceae是被子植物里的一个多型的科，广布于全世界，全科约313属8100种，主产于热带地区(Mabberley, 1997)。在大戟科各亚科之间，花部特征差异明显，因此其各类群与传粉者的关系应该具有很高的多样性，以往的研究也体现了这一点。近年的报道包括叶下珠亚科Phyllanthoideae、大戟亚科Euphorbioideae和巴豆亚科Crotonoideae的个别类群，如叶下珠属*Phyllanthus* L.的专性互利传粉关系(Kawakita & Kato, 2004)；麻疯树属*Jatropha* L.和血桐属*Macaranga* Thou.的蓟马传粉(Raju et al, 2002; Moog et al, 2002)；大戟属*Euphorbia* L.的*E. dendroides* L.的蜥蜴传粉(Olesen & Valido, 2003)。但是长期以来，对大戟科的研究集中在经济价值较高的类群，并且以研究其经济意义为主，对其传粉生物学的研究只是零星地开展。作为一个在热带地区分布如此广泛的类群，大戟科的花部特征与传粉者之间如何相互作用，是否存在传粉的特殊机制，有待开展更多、更深入的研究。

五月茶属*Antidesma* L.共有170种，分布在旧世界热带和温带，特别是亚洲地区(非洲仅10种)(Mabberley, 1997)。尽管分布广泛，但是其传粉生物学研究却鲜见报道，仅在Devy和Ganesh (2003)所做的报道中，以一图片说明*A. menasu* Miq. ex. Tul.是甲虫传粉。山地五月茶*A. montanum* Bl.的花部特征很多方面与蝇类传粉植物特征符合。我们认为对该种传粉生物学的研究将提供有意义的案例，为深入了解蝇类传粉这一现象积累资料。从花部特征来看，五月茶属是叶下珠亚科较有代表性的类群，对它进行研究将为继续探索大戟科的传粉机理提供有意义的依据。本文对山地五月茶的传粉生物学进行研究，包括雌雄花的开花动态、花粉组织化学、花粉胚珠比、花粉以及柱头的活力、访花者的种类、访花频率、行为以及天气变化的影响、传粉效果以及结果率是否受到传粉者限制等。

1 材料和方法

1.1 研究地点

全部野外实验、观察在海南省万宁市兴隆县中国医学科学院药用植物研究所海南分所内药用植物园(18°1′ N, 110°13′ E)开展。万宁市属热带季风气候, 气候温和、温差小、积温高, 年平均气温24 ℃, 最冷月平均气温18.7 ℃, 最热月平均28.5 ℃; 雨量充沛, 年平均降雨量2400 mm左右; 年日照时数平均在1800 h以上。

实验地的土壤为砖红壤。该植物园内一共种有700多种植物。实验场地是一个半野生的群落。山地五月茶是植物园原址的乡土物种。其主要伴生植物有鹰爪桃*Artabotrys uncinatus* (Lam.) Merr.、酢浆草*Oxalis corniculata* L.、土沉香*Aquilaria sinensis* (Lour.) Gilg.、了哥王*Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey.、金莲木*Ochna integerrima* (Lour.) Merr.、小果叶下珠*Phyllanthus reticulatus* Poir.、留萼木*Blachia pentzii* (Muell. Arg.) Benth.、白背叶*Mallotus apelta* (Lour.) Muell. Arg.、山油柑*Acronychia pedunculata* (L.) Miq.、巴戟天*Morinda officinalis* How等。

1.2 研究材料

山地五月茶是乔木或者灌木, 分布于东南亚, 在我国产于广东、海南、广西、贵州、云南和西藏等省区, 一般生于海拔700–1500 m山地密林中(Li, 1994)。

山地五月茶的总状花序结构紧凑, 因此开花动态和昆虫访花行为的观测、繁育系统的检测等均以总状花序为单位进行, 其他实验以单花为单位进行。

1.3 开花动态和昆虫访花行为

在2006年3月12日到4月26日的开花期间, 选取不同的植株, 在植株的不同部分标记花朵, 观察其单花寿命、花序寿命、开花进程等。于盛花期连续数日观察访花者的类别、访花行为和访花频率, 并进行拍照。采集访花者制成标本以备鉴定, 并用扫描电镜检查其携带花粉状况。在观察开花动态及访花者的访花频率时记录天气变化。

1.4 花蜜分泌节律,花蜜糖含量的测定

开花之前对整个花序套网(包括雄花序和雌花序), 从6:30–18:00间, 每隔2–3 h用0.5 μL毛细吸管(Sigma)测量雄花和雌花的花蜜量(每株选4花序, 每花序采25朵花), 每次测量新的花。同时用手持式折光仪(Atago)直接测定花蜜糖含量, 读取的数据通过当时的气温校准, 获得花蜜相当于蔗糖含量的糖含量。

1.5 花粉活力和柱头活性检测

从7:00–18:30, 每隔3 h采集不同发育时期的新鲜花检测活性。花粉活性和柱头可授性均采用MTT法检测(Dafni, 1992)。将新鲜的花粉置于载玻片上, 同时用火加热杀死的花粉作对照。将1滴MTT溶液置于花粉样品中, 充分混匀, 让其风干后再重复置1滴MTT溶液, 干后在显微镜下观察并统计着色花粉粒和未着色的花粉粒数目(每片花粉数>1000 粒, 重复10朵花)。柱头活性检测方法与之类似(n=10)。若花粉或柱头变蓝黑色则表明有活力, 若无变化或黄褐色则表明为无活性。

1.6 花粉组织化学、花粉量以及花粉胚珠比的检测

采集新鲜花粉，用IKI和苏丹IV检测花粉的储存物质类型(Dafni, 1992)。随机选取即将开放的花蕾(花药未开裂)各20朵(每株采4朵)，固定于FAA中，带回实验室备用。将整朵雄花移入一个有刻度的离心管，捣碎，滴上乳酸酚溶液，再捣，然后定容至1 mL。在振荡器下振荡60 s后，用移液枪吸取1 μL的花粉液于载玻片上，每朵花如此取样10次，在显微镜下观察并统计花粉数。将雌花的子房置于载玻片上在解剖镜(40×)下进行解剖，观察并统计胚珠数。每一朵花的P/O比率用其花粉量除以其胚珠数得出。

1.7 人工辅助授粉

为了检测山地五月茶的坐果率是因为传粉者的限制还是因为植物本身的资源限制造成的，我们分别设立如下几个处理进行人工授粉实验和统计结实率(各处理5–10个花序，每花序处理5–10朵花)：(1)自然对照(CK)，不作任何处理，标记，直至结果；(2)雌花开花之前，套网，标记，直至结果；(3)人工辅助授粉(分3次，每天上午9:00左右授粉一次，授粉前去除不在最佳授粉时期的花朵)，不套网，标记，直至结果。

2 结果

2.1 性系统及花部形态

山地五月茶雌雄异株，在该居群开花期雌雄比接近1:1。雌雄花序皆是总状花序，雄花序长12.88±2.42 cm (n=6)，每花序有花140.33±27.79 (n=6)朵；雌花序长10.98±4.03 cm (n=6)，每花序有花208.33±33.65 (n=6)朵。雄花：花梗长约1 mm或近无梗；花萼浅杯状、展幅约2 mm，花萼蕾期浅绿色，略显黄色，成熟后转为浅黄色或黄色，微带绿色；花丝展幅约3.3 mm，雄蕊长约2 mm。雌花：花萼杯状，花萼展幅约1.7 mm；花盘小，环状；雌蕊高约1.8 mm，花柱顶生，柱头蕾时白色或红色，柱头开展幅度约1.5 mm。

2.2 开花动态

山地五月茶雄花的总状花序开花顺序是从下到上，雄花从大花蕾到开花的时间大约为2天，开花后第一天总状花序开花较少(n＜20，第二、三、四天开花相对较多(20＜n＜60)，整个总状花序的花朵从花开到花谢约为5天；雌花的总状花序开花顺序和每天开花数与雄花类似，整个总状花序从基部花朵成熟到顶部花朵成熟的时间约为10天。雄花的单花花期为2天(n=5)，花药开裂时间集中在10:00左右(n=25)，所调查的花序花药开裂时间从9:00–12:00 (n=5)。花药开裂时间受天气情况影响，晴天开裂时间会提前，阴雨天气则相对延后。

2.3 花蜜分泌、花蜜糖含量、花粉和柱头活性检测

花蜜的分泌伴随开花的过程，当花药变黑以后，则不再分泌花蜜。一天中的花蜜分泌时间主要在上午，每朵花的花蜜量盛花期为0.34±0.03 μL (n=10)，败花期0.15±0.02 μL (n=20)，下午分泌的花蜜相当少。晴天、阴天和小雨时雄花的花蜜浓度约3.69%±0.30% (n=10)，昆虫访花频繁；大雨的时候花蜜浓度0.42%±0.31% (n=5)，没有昆虫访花。

花蜜分泌较多的时候，植株能够散发浓烈的芳香气味，花蜜分泌较少的时候，气味很淡或者没有芳香气味。

在室内把花朵(雌花)切成两半, 然后置于培养皿中, 能吸引很多蝇类来访, 在花上稍作停留然后飞走。

经检测, 花粉在花药开裂第一天有很高的活力(＞95%), 柱头则从柱头展开后(展幅约1.5 mm)才有活力。

2.4　花粉组织化学、花粉量以及花粉胚珠比

山地五月茶的花粉以脂类为主, 为非淀粉型(starchless)(定义按照Baker & Baker, 1979)。花粉椭圆形, 长25.20±1.03 μm, 宽14.38±0.81 μm (n=20), 雄花单花的花粉量为6666.67±1214.36 (n=8), 雌花胚珠数为2 (n=10), 按照雌雄花1:1的比率推测, 其未经校准(不考虑个体性别比和雌雄植株开花花朵数)的花粉胚珠比为3333.33±607.18 (n=8)。

2.5　人工辅助授粉

如表1所示, 对5个植株的处理结果, 开花前套网的雌花全部不结果, 自然状态下的幼果率为41.4%, 成熟果比率为36.7%; 人工辅助授粉的幼果率为60.1%, 成熟果比率为39.1%。

表**1**　山地五月茶的结果率
Table 1　Fruit set of *Antidesma montanum*

处理 Treatment	花朵数 Number of flowers	幼果数 Number of fruits (immature)	成熟果 Number of fruits (mature)	幼果率 Immature fruit set (%) 10 days later	成熟果比率 Mature fruit set (%) 20 days later
自然对照 Open pollination	297	123	109	41.4	36.7
人工辅助授粉 Assisted pollination	376	256	147	60.1	39.1
套网 Netted	415	0	0	0	0

2.6　访花昆虫及其访花行为

通过对开花植株的连续观察, 发现花序开花后1到5天内均有昆虫访花, 主要集中在第二、三、四天。访花的昆虫主要是蝇类。在蝇类访花的时候, 如果没有干扰, 它们会绕着花序在上面来回爬行, 口器几乎舐遍每朵花(吸取花蜜), 在花序上面停留时间长达1–7 min (2.58±2.74 min, n=21), 而且很多蝇类会访问同一植株的多个花序。观察中有单个蝇访花序多达8个者(平均值为2.3, n=21)。由于蝇类吸蜜的时候是在花序上面爬行, 会不断地接触花粉, 然后成为花粉携带者, 当它到雌株上面访花的时候, 身体上携带的花粉就能够到达柱头, 从而完成传粉过程。偶尔也有蜂类和蝶类访花, 但是因为数量很少, 而且仅在雄株上面观察到, 因此传粉的作用不大。扫描电镜检测可见碧莫蝇*Mitroplatia* sp.和大头金蝇*Chrysomya* sp.的足部, 缟蝇Lauxaniidae sp.的腹部带有花粉。下小雨的时候(2006-04-02), 依然有很多蝇类访雄花。

实验过程中观察到了12种昆虫访花(图1; 表2), 访花昆虫的种类主要为双翅目昆虫, 访花昆虫集中出现在7:30–11:00 (图2), 在此期间正是雄花的散粉时期, 同时与花蜜分泌的高峰期相吻合。

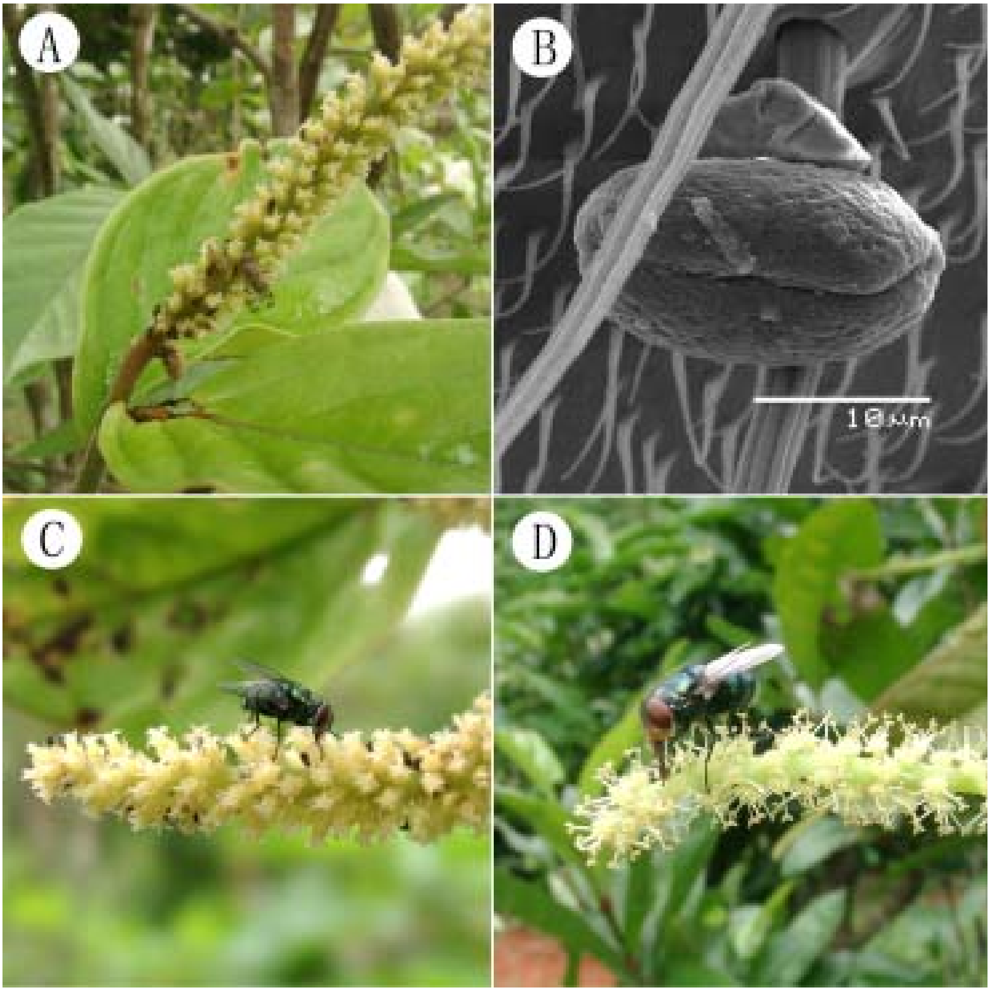


图1 山地五月茶的访花者 **A.** 缟蝇。**B.** 金蝇携带的花粉。**C.** 碧莫蝇。**D.** 大头金蝇。

Fig. 1. Floral visitors on flowers of *Antidesma montanum*. **A**, Lauxaniidae sp. **B**, Pollen load on *Chrysomya* sp. **C**, *Mitroplatia* sp. **D**, *Chrysomya megacephala*.

3 讨论

植物的花部特征与传粉者行为、传粉机制和植物适合度有着紧密的关系。花部特征与传粉者的相互作用、协同进化被认为是被子植物花进化的重要推动力(Zhang, 2004)。Barrett (1996)认为, 植物花的特征可从两个层次来认识, 即花部构成(floral design)和花的开放式样(floral display)。花部构成是指包括花的结构、颜色、气味和蜜汁产量等单个花的所有特征; 花的开放式样是指花在某一时间开放的数量和在花序上的空间排列, 可看作花在群体水平上表现出的特征(Barrett & Harder, 1996; Huang & Guo, 2000)。花对昆虫

表2　山地五月茶的访花者

Table 2　Insect flower visitors in *Antidesma montanum*

科 Family	种 Species	所访花的性别 Visited flowers		访花目的 Target reward
		雄花 Male	雌花 Female	
丽蝇科 Calliphoridae	大头金蝇 *Chrysomya megacephala*	+	+	N
	金蝇 *Chrysomya* sp.	+	+	N
	口鼻蝇 *Stomorhina* sp.	+	–	N
食蚜蝇科 Syrphidae	条胸蚜蝇 *Helophilus* sp.	+	+	N
	未鉴定 Unidentified	+	+	N
	黄带狭腹食蚜蝇 *Meliscaeva cinctella*	+	–	N
	斑翅食蚜蝇属 *Dideopsis* sp.	+	–	N
蝇科 Muscidae	碧莫蝇 *Mitroplatia* sp.	+	+	N
	点池蝇 *Spilogona* sp.	+	–	N
寄蝇科 Tachinidae	赘寄蝇 *Drino* sp.	+	+	N
	同相寄蝇 *Homotrixa* sp.	+	–	N
缟蝇科 Lauxaniidae	未鉴定 Unidentified	+	+	?

+，观察到的; –，没有观察到; N，花蜜; ?，不确定。

+, observed; −, not observed; N, nectar; ?, undetermined.

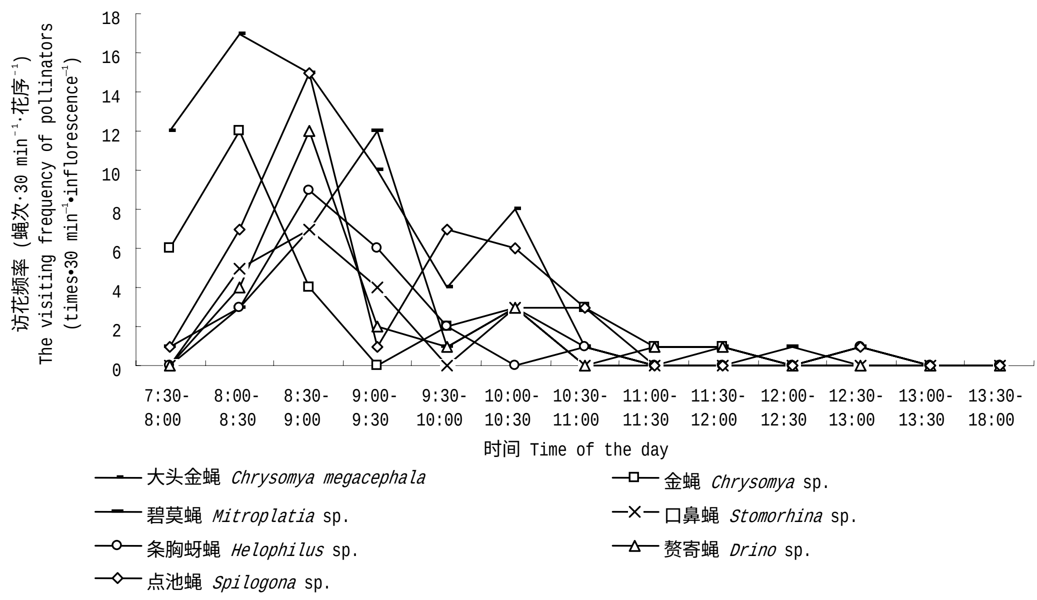


图2　山地五月茶的传粉昆虫的访花频率

Fig. 2.　The visiting frequency of pollinators to flowers of *Antidesma montanum.*

的吸引作用主要体现在几个同时作用的刺激物，比如视觉、嗅觉和短程的触觉等;它的强度则依赖于花的颜色、大小和形状以及挥发物的挥发强度和传粉者的感知(Dafni, 1992)。花的气味由花瓣、雄蕊产生和(或)包含在花蜜中(Dobson，1994)。观察结果表明，当山地五月茶(雄株)的花蜜量大和浓度高的时候，植株会散发出浓烈的香气，昆虫的访花频率很高，反之则鲜见昆虫来访；雌花的花蜜量很少，但是会散发和雄花相同的气味，在室内把雌花切成两半，依然能吸引大量蝇类来访，说明了山地五月茶在招引昆虫的过程中，气味比形状起着更重要的作用。

双翅目是广布于全世界的访花群体，其重要性仅次于蜂类。Faegri (1979)认为，小的双翅目昆虫，由于体型小，不能携带大量的花粉，访问大的花朵会导致传粉效率降低，而在小的花朵中，它们有限的传递容量将会通过携带数以百计的小粒花粉作为补偿，同时，对于一些小的花朵来说，只需要有一点点花蜜就可以满足那些小的传粉者——它们的能量需求不高。蝇类正是这样的传粉者，它们寿命很短并且不需要照料后代和收集食物，所以它们觅食仅仅是为了自身消耗，这样，在一定程度上就意味着蝇类主要需要一些碳水化合物进行能量代谢就足够了(Christensen, 1994)。本实验证明了这一点，在山地五月茶的访花者群体中，主要传粉者是吸取花蜜者。其微量的花蜜、较低的花蜜含糖量远远低于蜂类(~40%)、鸟类、蝙蝠类、蝶类(15%–25%)等对花蜜的要求(Proctor et al., 1996)，其泌蜜式样同样表明山地五月茶是一种适应蝇类传粉的植物。

普通蝇类(绿蝇属*Lucilia* Robineau-Desvoidy、丽蝇属*Calliphora* Robineau-Desvoidy、粪蝇属*Scathophaga* Meigen)对黄色和绿色有很强的辨别能力，尤其喜欢黄色，而那些散发腐肉气味同时呈现褐-紫色调的花朵则对其更具有吸引力(Kugler, 1956)。Faegri (1979)总结，蝇类的传粉综合征包括整齐花、结构简单、花朵敞开、色泽淡而灰暗，一般有蜜导(honey guide)存在，散发不易察觉的气味，花蜜暴露容易被昆虫获取，雌雄蕊明显外露等。山地五月茶的雄花在花蕾时期，呈现绿色带黄色，开放后则以浅黄色为主，花粉浅绿色；雌花从蕾期到成熟均为浅绿色，柱头白色或紫色，雄蕊和雌蕊都是暴露的，花的结构简单，从观测结果可以看出，在颜色和结构方面，本文结果与Kugler (1956)和Faegri (1979)等的研究结果一致，蝇类表现了天生的特殊偏好；但是山地五月茶的雌雄花都没有明显蜜导存在，开放的时候，能够散发浓烈的芳香气味，并非不易察觉，与其研究不相符，表明了那样描述蝇类传粉的一般规律显得还不够充分。Proctor等(1996)认为，双翅目昆虫在觅食的时候是能够对颜色进行区分的，一般情况下倾向于访问白色、黄色和绿色的花朵。访问紫色和蓝色花朵的一般是*Brachycera*和*Cyclorrhapha*中的长喙类群，它们也乐于访问其他颜色的花朵。一般情况下，蓝色和紫色花朵的花蜜位置会比其他颜色的花朵深，这些颜色的变化会帮助昆虫找到最适合它们的访问对象，而昆虫中这种对于颜色的爱好可能在某些蝇类中得到了继承。他们的结论是，由于昆虫对颜色的特定爱好，一旦特定的颜色与花蜜位置的深浅的关系建立起来以后，花朵的特征就可能往此方向进化。通过我们的观察，山地五月茶的传粉昆虫中，丽蝇的访花频率最频繁，而花朵颜色的变化也与Proctor等的描述相吻合，印证了他们的论述。但是应该指出, Proctor等仅对花朵颜色和蝇类访花之间的关系进行了较为深刻的论述，并没有对花朵的气味产生很大的兴趣。Miyake和Yafuso (2003)也表示，在气味对植物适合度产生的影响方面，目前的研究相对来说太匮乏了。而花朵气味的不同，很可能与花朵的颜色有直接联系，这种联系经过不断进化，演变成一些特定的组合，以此来吸引动物给植物传粉，在山地五月茶中，花朵的黄色/绿色很好地配合了花朵的气味，使得蝇类能够找到它并为之传粉。结合前人的研究和本文实验结果，在蝇类传粉的植物中，似乎存在着这样的规律，一，植物散发腐臭类的气味，仅欺骗蝇类来访花而不提供报酬。这些种类大部分存在于兰科植物中(Renner, 2005; Jersakova & Johnson, 2006)。二，散发芳香性的气味，在蝇类访花时提供花蜜、花粉或者产卵处等报酬(Lippok & Renner, 1997; Pombal & Morellato, 2000)。这是否是花朵适应

蝇类传粉的两条进化路线呢？因为目前所得到的数据太少，这只是一个推测，需要在更多类群中做进一步的研究。

山地五月茶的花粉(椭圆形)长25.20±1.03 μm，宽14.38±0.81 μm，为非淀粉型的花粉，支持了Baker和Baker (1979)的结论，他们认为膜翅目和双翅目昆虫更喜爱非淀粉型、含脂类的花粉。实验结果(表2)显示，人工辅助授粉的坐果率(39.1%)仅略高于自然坐果率(36.7%)，无显著差异，结合其花粉胚珠比(3333.33±607.18)，我们认为自然状态下山地五月茶的坐果率主要不是因为花粉传递的限制，而是因为自身的资源分配有限所致，说明蝇类是对该种植物高度适应的、有效的传粉昆虫。

从山地五月茶的花部特征来看，其对蝇类起作用的主要性状包括花朵的颜色(黄色和绿色)、简单的结构、分泌花蜜，散发芳香气味。大戟科中具有类似特征的类群还有土蜜树属*Bridelia* Willd.、闭花木属*Cleistanthus* Hook. f. ex Planch.、喜光花属*Actephila* Bl. (无香味)、雀舌木属*Leptopus* Decne. (未考察气味)等。Luo等(2007)对土蜜树属的研究和我们对闭花木属种类的研究(未发表)亦表明它们主要是蝇类传粉，但喜光花属等其他类群是否同为蝇类传粉，值得进一步研究。Bawa等(Bawa & Opler, 1975; Bawa, 1980a, b; Bawa & Beach，1981)认为热带林中黄绿色小型花是由分类学上广谱的非特化小型传粉昆虫(包括小型蜂类等)传粉；而小型传粉昆虫的飞翔能力较弱与该类植物零散分布格局之间的矛盾导致的异花授粉的选择压力使性系统向雌雄异株进化。大戟科叶下珠亚科上述类群符合Bawa等对该类型植物的描述，同时也具备雌雄异株的性系统，但其传粉昆虫却完全属于双翅目的蝇类，而不是分类学上广谱的昆虫。在蝇类传粉与雌雄异株性系统之间是否存在普遍的相关性、热带林中黄绿色小型花是否都是主要由蝇类传粉，这些问题的解决需要更多、更深入的研究。

致谢　中国医学科学院药用植物研究所海南分所提供实验材料；朱平、杨新全等人提供野外协助，张碧胜帮助鉴定昆虫，顾垒协助图片处理，罗世孝和罗中莱审阅论文初稿并提出宝贵建议，在此一并致谢！

参　考　文　献

Baker H G, Baker I. 1979. Starch in angiosperm pollen grain and its evolutionary significance. American Journal of Botany 66: 591–600.

Barrett S C H, Harder L D. 1996. Ecology and evolution of plant mating. Trends in Ecology and Evolution 11 (2): 73–79.

Bawa K S. 1980a. Evolution of dioecy in flowering plants. Annual Review of Ecology and Systematics 11: 15–39.

Bawa K S. 1980b. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae). Evolution 34: 467–474.

Bawa K S, Beach J H. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. Annals of Missouri Botanical Gardens 68: 254–274.

Bawa K S, Opler P A. 1975. Dioecism in tropical forest trees. Evolution 29: 167–179.

Bawa K S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. Annual Review of Ecology and Systematics 21: 399–422.

Christensen D E. 1994. Fly pollination in the Orchidaceae. In: Arditti J ed. Orchid Biology: Reviews and Perspectives, VI. New York: John Wiley & Sons. 415–454.

Dafni A. 1992. Pollination Ecology, A Practical Approach. New York: Oxford University Press.

Dafni A, Lehrer M, Kevan K G. 1997. Spatial flower parameters and insect spatial vision. Biological Reviews

72: 239–282.
Devy M S, Ganesh T. 2003. Pollination systems of trees in Kakachi, a mid-elevation wet evergreen forest in western Ghats, India. American Journal of Botany 90: 650–657.
Dobson H E M. 1994. Floral volatiles in insect biology. In: Bernays E A ed. Insect-Plant Interactions. Boca Raton, Florida: CRC Press. 5: 47–81.
Faegri K, van der Pijl L. 1979. The Principles of Pollination Ecology. Oxford: Pergamon Press.
Gegear R J, Laverty T M. 2001. The effect of variation among floral traits on pollinator flower constancy and preference. In: Chittka L, Thomson J D eds. Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behavior and Floral Evolution. Cambridge: Cambridge University Press. 1–20.
Huang S-Q (黄双全), Guo Y-H (郭友好). 2000. Advances in the studies of pollination biology. Chinese Science Bulletin (科学通报) 45: 225–237.
Jersakova J, Johnson S D. 2006. Lack of floral nectar reduces self-pollination in a fly-pollinated orchid. Oecologia 147: 60–68.
Kato M, Takimura A, Kawakita A. 2003. An obligate pollination mutualism and reciprocal diversification in the tree genus *Glochidion* (Euphorbiaceae). Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 100: 5264–5267.
Kawakita A, Kato M. 2004. Evolution of obligate pollination mutualism in New Caledonian *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). American Journal of Botany 91: 410–415.
Kevan P G, Baker H G. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. Annual Review of Entomology 28: 407–453.
Kugler H. 1956. Uber die optische Wirkung von Fliegenblumen auf Fliegen. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 69: 387–398.
Li P-T (李秉滔). 1994. Euphorbiaceae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 44 (1): 52–68.
Lippok B, Renner S S. 1997. Pollination of *Nuphar* (Nymphaeaceae) in Europe: flies and bees rather than *Donacia* beetles. Plant Systematics and Evolution 207: 273–283.
Luo S X, Zhang D X, Renner S S. 2007. Duodichogamy and androdioecy in the Chinese Phyllanthaceae *Bridelia tomentosa*. American Journal of Botany 94: 260–265.
Mabberley D J. 1997. The Plant Book: A Portable Dictionary of the Vascular Plants. 2nd ed. New York: Cambridge University Press.
Miyake T, Yafuso M. 2003. Floral scents affect reproductive success in fly-pollinated *Alocasia odora* (Araceae). American Journal of Botany 90: 370–376.
Moog U, Fiala B, Federle W, Maschwitz U. 2002. Thrips pollination of the dioecious ant plant *Macaranga hullettii* (Euphorbiaceae) in Southeast Asia. American Journal of Botany 89: 50–59.
Olesen J M, Valido A. 2003. Lizards as pollinators and seed dispersal: An insular phenomenon. Trends in Ecology and Evolution 18: 177–181.
Pombal E C P, Morellato L P C. 2000. Differentiation of floral color and odor in two fly pollinated species of *Metrodorea* (Rutaceae) from Brazil. Plant Systematics and Evolution 221: 141–156.
Proctor M, Yeo P, Lack A. 1996. The natural history of pollination. Portland, Oregon: Timber Press.
Raju A J S, Ezradanam V. 2002. Pollination ecology and fruiting behaviour in a monoecious species, *Jatropha curcas* L. (Euphorbiaceae). Current Science 83: 1395–1398.
Renner S S. 2005. Rewardless flowers in the angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. In: Waser N M, Ollerton J eds. Plant-Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization. Chicago: University of Chicago Press. 123–144.
Weiss M R. 2001. Vision and learning in some neglected pollinators: beetles, flies, moths, and butterflies. In: Chittka L, Thomson J D eds. Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behavior and Floral Evolution. Cambridge: Cambridge University Press. 171–190.
Willemstein S C. 1987. An Evolutionary Basis for Pollination Ecology. Leiden: Leiden University Press.
Zhang D-Y (张大勇). 2004. Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology (植物生活史进化与繁殖生态学). Beijing: Science Press.